

伞形科囊瓣芹属的表型分析\*

王利松<sup>1,2</sup>

(1 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093;

2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 选取伞形科 (Apiaceae) 囊瓣芹属 (*Pternopetalum* Franchet) 32 个分类群的 60 个形态学性状, 利用 DELTA 系统的 UPGMA 算法进行了聚类分析。结果表明属下形成以五匹青 (*P. vulgare* (Dunn) Hand -Mazz.) 和东亚囊瓣 (*P. tanakae* (Franchet & Sav.) Hand -Mazz.) 为代表的两个主要表征群。两个主要表征群的分类结构和各自所包含的类群基本相应于前人研究中本属两个组的属下处理。根据全面相似性分析的结果和部分形态学特征的评估, 确认了属下 6 个种的复合群: 即五匹青、囊瓣芹 (*P. davidii* Franchet)、散血芹 (*P. botrychioides* (Dunn) Hand -Mazz.)、洱源囊瓣芹 (*P. molle* (Franchet) Hand -Mazz.)、澜沧囊瓣芹 (*P. delavayi* (Franchet) Hand -Mazz.) 和东亚囊瓣芹复合群。根据形态学特征在表型树上的分布分析表明: 伞形花序的着生位置、花柱的形态、花柱基的形状和萼齿的大小等生殖特征可能是属下早期分化的关键性性状。属下主要变异类型 (种的复合群和典型狭域特有种) 对不同海拔区域和小生境的依赖, 以及不显著的形态学分化表明: 对横断山区较高的异质性生境的生态适应是囊瓣芹属类群多样化过程后期的一个重要特征。

关键词: 伞形科; 囊瓣芹属; 表型分析; UPGMA; DELTA

中图分类号: Q 948, Q 949      文献标识码: A      文章编号: 0253 - 2700 (2007) 01 - 013 - 13

Phenetic Analysis of the Genus *Pternopetalum* (Apiaceae)

WANG Li-Song<sup>1,2</sup>

(1 State Key Laboratory of Systematics and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, China; 2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

**Abstract:** Phenetic analysis was conducted for 32 taxa of *Pternopetalum* Franchet (Apiaceae) by using UPGMA algorithm implemented in DELTA packages, based on 60 morphological characters. The results were shown that the 32 taxa were grouped into two distinct phenetic groups, which was represented by *P. vulgare* and *P. tanakae*, respectively. The taxonomic structure of two groups and taxa included in each of them are consistent with section division made by previous researches. Six species complexes, *P. vulgar*, *P. davidii*, *P. botrychioides*, *P. molle*, *P. delavayi* and *P. tanakae* complex, were identified on the basis of phenetic relationships and evaluation of morphological variation. Mapping of character state on phenogram revealed that attached position of umbels, morphology of styles, stylopodium and calyx teeth, were possible key characters responsible for earlier morphological divergence in *Pternopetalum*. Ecological adaptation to heterogeneous habitats in Mt. Hengduan regions was shown to be characteristics of latter species diversification of *Pternopetalum*, which was evidenced by differentiated habitat and elevation favor, and combined with indistinct morphological divergence in major species complexes.

**Key words:** Apiaceae; *Pternopetalum*; Phenetic analysis; DELTA; UPGMA

\* 基金项目: 国家自然科学基金 (30600035), 中国科学院知识创新工程方向项目 (KSCX2-YW-Z-067), 科技部“植物标本标准化整理、整合及共享平台建设” (2005DKA21401)

收稿日期: 2006-04-14, 2006-09-18 接受发表

作者简介: 王利松 (1976-) 男, 博士, 主要从事植物区系地理研究。E-mail: lswang@ibcas.ac.cn

囊瓣芹属 (*Pternopetalum* Franchet) 为亚洲伞形科 (Apiaceae) 大属之一 (Pimenov and Leonov, 2004), 包括约 20 到 32 种, 分布于南朝鲜、日本、中国和邻近的喜马拉雅地区 (Mukherjee and Constance, 1993; Ohba, 1999; Pimenov and Leonov, 1993; 溥发鼎, 1985; Pu and Phillippe, 2005; Watson, 1999)。四川西部、云南西北部和西藏东南部的横断山区是其多样性中心 (舒璞和余孟兰, 2001)。典型的东亚特有分布格局 (Wu, 1991; Wu 等, 2006) 使本属成为众多涉及东亚植物区系研究工作 (Constance, 1972; 溥发鼎, 1996; 余孟兰和舒璞, 1987; 孙航, 2002; Takhtajan, 1986; 吴征镒等, 2003) 的重要例证类群。作为芹亚科 (Apioidae) 芹族 (Apiace) (Pimenov and Leonov, 1993; 溥发鼎, 1985) 的重要成员, 两个显著的形态学特征: 小伞形花序常具 2~3 朵花, 花瓣基部肿大成囊状 (溥发鼎, 2001; Pu and Phillippe, 2005; 溥发鼎, 1985), 使本属成为伞形科内较易识别, 而看似较为自然的类群 (Valiejo-Roman 等, 2002)。

由于早期伞形科研究中对林奈所分属的过分依赖, 自法国植物学家 Franchet (1885) 建立本属之后, 其中的许多种类曾被当作茴芹属 (*Pimpinella* L.) 和葛缕子属 (*Carum* L.) 的种类所描述 (Diels, 1900; Franchet, 1894, 1895; Smith, 1911; Wolff, 1922)。后经 Wolff (1927) 和 Handel-Mazzetii (1933) 的研究, 确认了本属的分类界限和大部分种类的分类地位。早期由我国学者单人骅和溥发鼎对本属部分种类的初步整理 (Shan, 1940; 单人骅和溥发鼎, 1978), 奠定了后来《中国植物志》(溥发鼎, 1985) 和各地方植物志如《横断山维管植物》(溥发鼎, 1993)、《云南植物志》(潘泽惠, 1997) 以及最近出版的 *Flora of China* (Pu and Phillippe, 2005) 等志书工作的基础。然而, 除了这些志书性的描述记录和零星发表的新类群外 (单人骅和溥发鼎, 1989; 张渝华, 1989), 对本属尚确乏全面而系统的研究工作。同时, 在这些志书中存在对部分类群的矛盾处理。如骨缘囊瓣芹 (*P. cartilagineum* C. Y. Wu ex R. H. Shan & F. T. Pu)。该种在《云南植物志》中曾被处理为楔叶囊瓣芹 (*P. cuneifolium* (H. Wolff) Hand.-Mazz.)

的异名 (潘泽惠, 1997), 但在最近的 *Flora of China* 中其种的分类地位得到承认, 而楔叶囊瓣芹却被处理为洱源囊瓣芹 (*P. molle* (Franchet) Hand.-Mazz.) 的异名 (Pu and Phillippe, 2005)。

因而, 作为系统学研究的一个重要部分, 根据本属目前的分类现状和表型分析软件包的广泛应用, 本文选取了各志书所记载的本属 32 个分类群为分类学运算单位 (OTU, Operational taxonomic units), 利用 DELTA 系统 (DEscriptive Language of Taxonomy) 的 UPGMA 算法进行了表型分析。

本研究的主要目的是: 1、揭示类群间的全面相似性关系; 2、检验表型聚类分析与传统经验性分类处理 (种的界定、属下分类系统) 的一致性; 3、检查可用于今后分类学和系统发育分析的重要性状或性状组合。

## 1 材料和方法

### 1.1 DELTA 系统的应用

作为国际分类学数据库工作小组 (TDWG) 推荐的分类学研究标准信息处理平台, DELTA 显示了其在研究实践中如下几个方面的优越性: 1、促进了形态学描述处理过程和比较数据的标准化, 为进行更广泛的类群间比较研究提供了一个优良的数据处理平台; 2、数据的可移植性好, 基本的形态数据能方便的转换为 PAUP 等系统发育分析常用软件的格式, 有利于开展基于形态学数据进行的表型和分支分析的综合研究; 3、Windows 操作平台下生成类群描述、检索表以及其图像处理模块 Intimate 对相应特征和类群图像的处理功能减轻了分类学家完全依赖脑力的记忆负担。尤其对于伞形科这样一个经济、药用价值极高, 但分类上困难的类群 (Heywood, 1971), 近年来广泛的分子系统学研究实践 (Downie 等, 2002; Downie and Katz-Downie, 1996; Downie 等, 1996, 1998, 1999, 2000 a, b, 2001, 2004; Plunkett 等, 1996, 2001; Plunkett and Downie, 1999) 表明, 传统分类研究中形态学描述数据的不相容性和不一致性 (Kljuykov 等, 2004) 极大地限制了对利用 DNA 数据所构建的系统发育框架的深入分析 (Watson, 2001)。而且, 作为 -分类学阶段的主要任务, 基于传统分类证据 (形态学) 所清楚界定的分类学单元 (属和种) 是构建有意义的系统发育关系的基础 (Spalik 等, 2004)。因而, 基于 DELTA 的表型分析将有可能为这些问题的解决提供一个有效的途径。

### 1.2 分类运算单位 (OTU) 的选择

尽管以数量分类学概念为基础的表型分析逻辑上以个体为 OTU (Sokal and Sneath, 1963), 但根据 DELTA 的

应用实践 (Dallwitz, 2006), 和本研究的主要目的是分析类群间的表型关系, 因而以种和变种为 OTU。32 个 OTU (图 1) (包括 26 个种和 6 个变种) 的确认根据如下的原则: 1、涉及本属分布范围的区域性植物志中, 如 Flora of China (Pu and Phillippe, 2005)、Umbelliferae (Apiaceae) of India (Mukherjee and Constance, 1993) 和 Flora of Bhutan (Watson, 1999) 一致性接受的分类群; 2、对于不同分类处理中存在不一致的类群, 均采用狭义的分类界定。如上所述的楔叶囊瓣芹, 将其在云南植物志中处理为异名的骨缘囊瓣芹也视为单个的 OTU。另外如嫩弱囊瓣芹 (*P. delicatulum* (H. Wolff) Hand.-Mazz.) (见 Flora of China 和 Flora of Bhutan)。需要说明的是, 由于洱源囊瓣芹 *P. molle* (Franchet) Hand.-Mazz.) 名称的误用, 造成了本属部分分类群的分类学界定有误, 如裂叶洱源囊瓣芹 (*P. molle* var. *dissectum* R. H. Shan & F. T. Pu), 该变种也处理为单个的 OTU。

### 1.3 性状和性状状态的确认

单位形状及其状态的确认来源于 3 个方面的综合判断: 1、在伞形科有普遍分类价值的性状 (Kljuykov 等, 2004); 2、19 个标本馆 (BM, CDBI, E, GH, HGAS, IBSC, K, KUN, L, MO, NY, NAS, P, PE, SM, SWFC, SZ, UC 和 WU) 标本材料 (包括 85 个模式采集) 和云南、四川、贵州等地野外居群分析和观察; 3、前人分类学处理 (潘泽惠, 1997; 溥发鼎, 1985, 1993, 2001; Pu and Phillippe, 2005; 单人骅和溥发鼎, 1978) 中的特征描述和分类群的原始描述。最终包括了 60 个有分类价值的形态学性状参与表型矩阵的构建和分析 (表 1)。

### 1.4 数据处理和运算方法

无分类学信息的性状 (在所分析的类群中无变异的性状) 仅运用于生成类群的特征描述, 不参与表型矩阵的运算 (例如: 属的标志性特征)。DELTA 系统为形态学特征及特征状态矩阵的基本存储平台, 利用其距离计算组件 DIST 生成 Gower 相似系数, 然后利用另一组件 PCLASS 选择 UPGMA 算法生成表型树 (图 1)。

## 2 结果和讨论

### 2.1 表型聚类分析

一级聚类关系显示 32 个分类群形成以五匹青 (*P. vulgare* (Dunn) Hand.-Mazz.) 和东亚囊瓣芹 (*P. tanakae* (Franchet et Sav.) Hand.-Mazz.) 为代表的两个主要表征群 (图 1)。五匹青表征群 (VPG, vulgare phenetic group) 包括五匹青、楔叶囊瓣芹 (*P. cuneifolium*)、散血芹 (*P. botrychioides* (Dunn) Hand.-Mazz.) 和膜蕨囊瓣芹 (*P. trichomanifolium* (Franchet) Hand.-Mazz.) 等

20 个分类群; 东亚囊瓣芹表征群 (TPG, tanakae phenetic group) 包括东亚囊瓣芹和洱源囊瓣芹 (*P. molle*) 等 12 个分类群 (图 1)。两个一级聚类支的结构和所包含的类群基本相应于《中国植物志》(溥发鼎, 1985) 中对本属两个组的属下处理, 而略有差异 (图 1)。因而根据全面相似性原则所揭示的类群间关系与传统经验性分类处理基本一致。两个主要表征群有相当明显的形态特征和特征组合所标识。如 VPG 的成员全部为典型的多年生健壮草本。植株高度常超过 30 cm。根茎发达, 植株基部具明显残存的叶鞘。叶主要基生, 茎生叶少或缺乏, 基生叶和茎生叶完全同形。伞形花序仅顶生 (澜沧囊瓣芹 *P. delavayi* (Franchet) Hand.-Mazz. 复合群除外), 花柱基圆锥形, 萼齿明显。分生果的果棱较为显著, 表面光滑, 粗糙或具齿状突起 (图 2A, C)。喜生于海拔 2 500 m 以下的亚热带常绿阔叶林内。TPG 的成员为多年生和一年生细弱草本。植株高度常不超过 30 cm。根茎和基部残存叶鞘不发达, 叶基生和茎生, 或茎生叶有时缺乏, 具显著的异型叶性。花柱基矮圆锥形, 萼齿细小或近退化。分生果的果棱不显著, 表面完全光滑 (图 2B, D)。喜生于海拔 2 500 m 以上的针阔林林缘及高山草甸 (薄叶囊瓣芹 *P. leptophyllum* (Dunn) Hand.-Mazz. 除外)。

次级聚类关系显示有 5 个明显的表征群 (图 1)。但结合本属形态特征的经验性评估, 本研究确认了属下存在 6 个比较明显的种的复合群: 即五匹青、囊瓣芹 (*P. davidii* Franchet)、散血芹 (*P. botrychioides*)、洱源囊瓣芹 (*P. molle*)、澜沧囊瓣芹 (*P. delavayi* (Franchet) Hand.-Mazz.) 和东亚囊瓣芹复合群 (图 1)。这些种的复合群常包含 3~7 个类群, 其中一个种往往地理上较为广布, 有部分多变的形态学特征, 而其近似类群则狭域特有, 与广布种的形态界限相当不明显。例如东亚囊瓣芹复合群。由于对东亚囊瓣芹多变的形态学特征的认识不充分导致了对这一群植物分类处理的混乱。曾仅根据分布于日本的居群建立了相当多的种下变型 (Ohba, 1999)。它与异叶囊瓣芹 (*P. heterophyllum* Hand.-Mazz.) 的近似使前人误将异叶囊瓣芹的等模式鉴定为东亚囊瓣芹。而与高山囊瓣芹 (*P. subalpinum* Hand.-Mazz.) 的近似导致印度植物学家将采自西喜马拉雅地区的材料认定

为东亚囊瓣芹的新分布记录 (Mukherjee and Banerjee, 1976), 并收录于印度伞形科植物志 (Mukherjee and Constance, 1993)。根据所谓“变态苞片”建立的假苞囊瓣芹 (*P. tanakae* var. *fulcratum* Y. H. Zhang)。通过对保存于江苏植物研究所 (NAS) 的多份副模式的检查发现, 所谓的变态苞片实际上是东亚囊瓣芹典型的茎生叶。由于植株不同的个体

发育状态, 花序梗没有完全伸长, 因而造成了茎生叶的着生位置极为靠近伞形花序的伞辐基部, 貌似“苞片”。但仔细检查很容易发现这些“变态苞片”的基部有明显膜质, 具白色边缘的叶鞘, 因而其形态学的归属应该是茎生叶而不是苞片。对东亚囊瓣芹分布于重庆城口 (王利松 0128, PE) 的居群观察也发现了类似的情况。

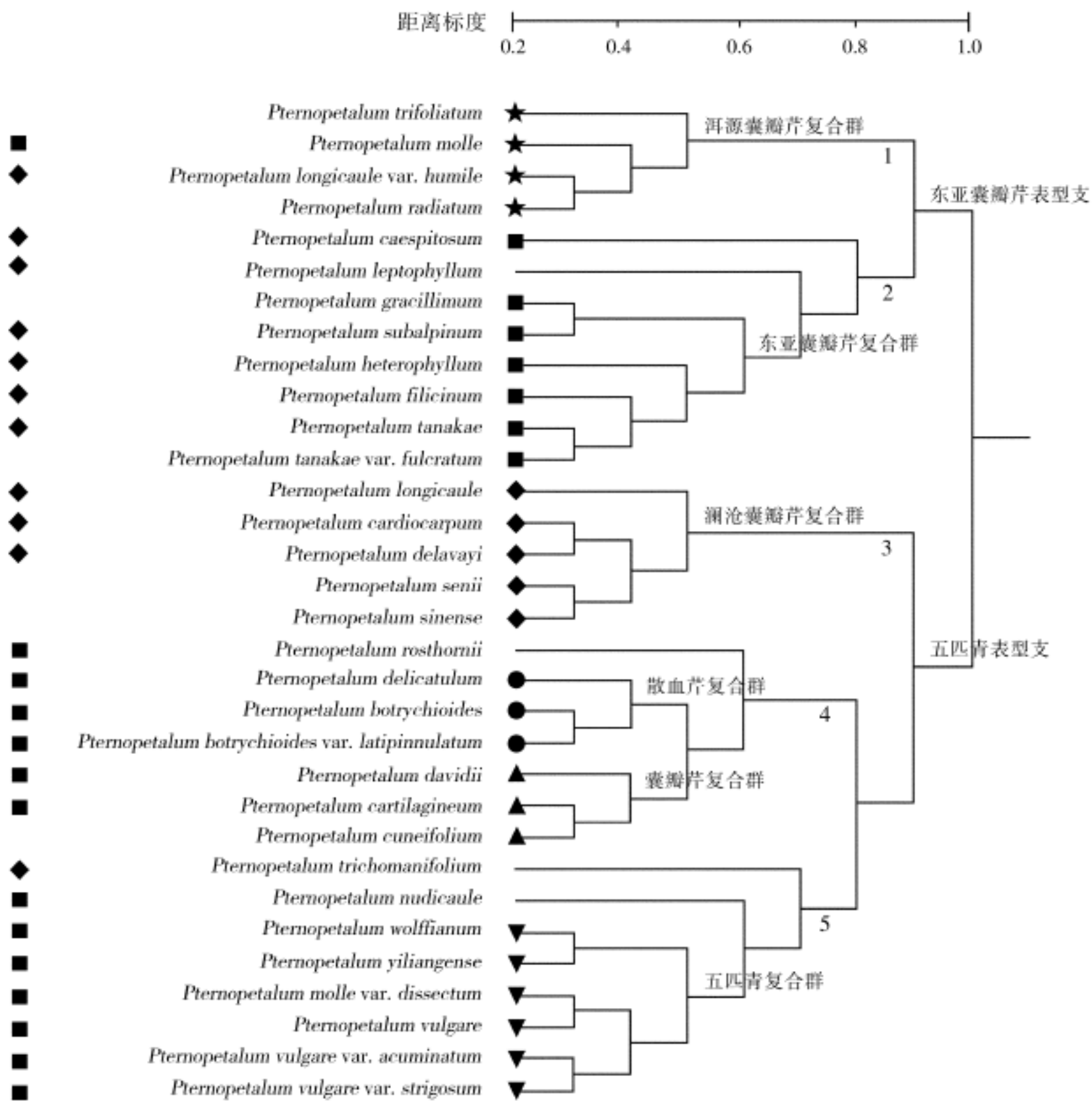


图 1 UPGMA 算法生成的囊瓣芹属 32 个分类群的表型树: 图左的符号示中国植物志中组的处理 = 齿棱组 (Section Denterioideae,) = 蕨叶组 (Section Pteridophyllae), 未标记的为中国植物志中未包括的种类; 表型树上的符号示类群所属的复合群: = 五四青复合群, = 囊瓣芹复合群; = 散血芹复合群, = 澜沧囊瓣芹复合群, = 东亚囊瓣芹复合群, = 洱源囊瓣芹复合群

Fig . 1 Phenogram of thirty two taxa of *Pternopetalum* Franchet by using of UPGMA algorithm: symbols at left showing section division made in Flora Reipublicae Popularis Sinicae; = Section Denterioideae, = Section Pteridophyllae; symbols on phenogram showing species complexes: = *P. vulgare* complex, = *P. davidii* complex, = *P. botrychioides* complex, = *P. delavayi* complex, = *P. tanakae* complex, = *P. molle* complex

表 1 表型分析选取的 60 个形态学特征和特征状态

Table 1 Sixty morphological characters and their state used in phenetic analysis

# 1 . < Habit >	cm	1 . undivided
1 . annual herb	# 15 . Leaf blades < length maximum cm >	2 . triparted
2 . perennial herb	cm	3 . 2-3-lobed
# 2 . < Underground part >	# 16 . Leaf blades < width minimum cm >	4 . irregularly lobed
1 . taproot, thickened, turnip-shaped (tuberous)	cm	# 28 . Cauline blades < division >
2 . rootstock (caudex, vertical branched rhizome)	# 17 . Leaf blades < width maximum cm >	1 . 1-2-ternate
# 3 . Plant < height minimum cm >	cm	2 . ternate-pinnate
cm	# 18 . Leaf blades < division >	# 29 . Cauline ultimate segments < shape >
# 4 . Plant < height maximum cm >	1 . ternate	1 . elongate-linear
cm	2 . biternate	2 . lanceolate
# 5 . Latex < absent present >	3 . ternate-pinnate	3 . rhomboidal
1 . absent	4 . finely dissected	4 . ovate
2 . present	5 . pinnatifid	# 30 . Cauline ultimate segments < length in cm >
# 6 . Stem < development >	# 19 . Leaf blades < leaflets apex shape >	cm long
1 . well developed	1 . acute	# 31 . Cauline ultimate segments < width in cm >
2 . not developed	2 . acuminate	cm wide
# 7 . Leaves < arrangement >	3 . caudate	# 32 . Rays < number minimum >
1 . basal	# 20 . Leaf blades < leaflets margins shape >	# 33 . Rays < number maximum >
2 . basal and cauline	1 . serrate	# 34 . Rays < length minimum cm >
3 . cauline	2 . double serrate	cm
# 8 . Leaves < shape >	3 . crenate	# 35 . Rays < length maximum cm >
1 . homomorphic	4 . 2-3-lobed	cm
2 . heteromorphic	5 . incised-serrate	# 36 . Bracteoles < numbers >
# 9 . Leaves < leaflets number >	6 . entire	# 37 . Bracteoles < length minimum mm >
1 . 3 (-5)-leaflets	# 21 . Leaf blades < leaflets base shape >	mm
2 . more than 5-leaflets	1 . cuneate (wedge-shaped)	# 38 . Bracteoles < length maximum mm >
# 10 . Petiole < length minimum cm >	2 . decurrent	mm
cm	# 22 . Basal ultimate segments < shape >	# 39 . Umbels < position >
# 11 . Petiole < length maximum cm >	1 . ovate	1 . terminal
cm	2 . rhomboidal	2 . terminal and lateral
# 12 . Leaf blades < indumentum >	3 . flabelliform	# 40 . Umbellules < flower numbers >
1 . sparsely setose < usually on blade veins and margins >	4 . linear-lanceolate	-flowered
2 . glabrous	5 . ovate-lanceolate	# 41 . Pedicels < length minimum mm >
3 . strigose < usually on blade veins and margins >	6 . oblong-ovate	mm
4 . sparsely strigose < usually on blade veins and margins >	7 . linear	# 42 . Pedicels < length maximum mm >
5 . densely strigose < usually on blades >	# 23 . Basal ultimate segments < length minimum cm >	mm
# 13 . Leaf blades < shape in outline >	cm	# 43 . Calyx teeth < minute distinct >
1 . ovate	# 24 . Basal ultimate segments < length maximum cm >	1 . minute or almost obsolete
2 . oblong-ovate	cm	2 . distinct
3 . triangular-ovate	# 25 . Basal ultimate segments < width minimum cm >	# 44 . Calyx teeth < shape >
4 . triangular	cm	1 . subulate
5 . ovate-triangular	# 26 . Basal ultimate segments < width maximum cm >	2 . triangular
6 . ovate-acuminate	cm	3 . lanceolate
# 14 . Leaf blades < length minimum cm >	# 27 . Basal ultimate segments < division >	# 45 . Calyx teeth < length in mm >

续表 1

mm long	2 . low conic	2 . covered with scales (squamae)
# 46 . Petals < colour >	# 52 . Fruits < shape outline >	# 58 . Ribs < margins >
1 . white	1 . broadly ovoid	1 . filiform
2 . purple white	2 . ovoid	2 . denticulate
3 . yellow	3 . globose-ovoid	3 . scabridulous
# 47 . Petals < length in mm >	4 . oblong-ovoid	4 . smooth
mm long	# 53 . Fruits < length minimum mm >	5 . finely scabrid
# 48 . Petals < width in mm >	mm	# 59 . Vittae < vallecular vittae >
mm wide	# 54 . Fruits < length maximum mm >	1 . solitary
# 49 . Styles < form >	mm	2 . obsolete
1 . erect, parallel	# 55 . Fruits < width minimum mm >	3 . 1-3 in each furrow
2 . recurved	mm	# 60 . Vittae < commissural vittae >
# 50 . Styles < length of style plus stylopodium >	# 56 . Fruits < width maximum mm >	1 . obsolete
mm long	mm	2 . 2-4 on each commissure
# 51 . Stylopodium < shape >	# 57 . Fruits < pubescence >	3 . 4-10 on each commissure
1 . conic	1 . glabrous	

表 2 复合群的特征摘要比较												
Table 2 Comparison of diagnostic characters among six species complexes												
复合群	植株基部	茎	叶的着生	叶的分裂	基生和茎生叶	末回裂片	叶片毛被	伞形花序	花柱基	花柱	萼齿	果棱
Complexes	Plant base	Stems	Leaves position	Leaf division	Basal and	Ultimate leaf	Blade	Umbels	Stylopodium	Styles	Calyx	Fruit ribs
					cauline leaves	segments	indumentum				teeth	
散血芹 <i>Pternopetalum botrychioides</i>	根茎和残存 叶鞘明显	不明显	主要基生， 茎生叶 2~3， 或偶尔缺乏	三出式羽状 分裂或羽状 分裂	同型	菱形，顶生 末回裂片顶 端尾状	完全光滑	顶生	圆锥型	直立，平行， 长度约两倍 于花柱基	显著， 三角形	显著， 光滑或 粗糙
五匹青 <i>P. vulgare</i>	根茎和残存 叶鞘明显	不明显	主要基生， 茎生叶 2~3， 或偶尔缺乏	三出分裂， 具三个小叶	同型	卵形	完全光滑或沿叶 脉和边缘在上表 面具糙伏毛，下 表面密被糙伏毛	顶生	圆锥型	直立，平行， 长度约两倍 于花柱基	显著， 三角形	显著，光 滑、粗糙 或齿状
囊瓣芹 <i>P. davidii</i>	根茎和残存 叶鞘明显	不明显	主要基生， 茎生叶 2~3， 或偶尔缺乏	二回三出分 裂	同型	卵形，菱形	完全光滑或沿叶 脉和边缘微具糙 伏毛	顶生	圆锥型	直立，平行， 长度约两倍 于花柱基	显著， 三角形	显著， 粗糙或 齿状
澜沧囊瓣芹 <i>P. delavayi</i>	根茎不发达， 残存叶鞘不 显著	明显 发育	茎生和基生	1~2(~3) 回三出分裂	异型	菱形，卵形， 扇形，条形	沿叶脉和边缘在 上表面具糙伏毛	顶生和 侧生	圆锥型	直立，平行， 长度约两倍 于花柱基	显著， 三角形	显著， 粗糙
洱源囊瓣芹 <i>P. molle</i>	根单一而细 小，纺锤形	明显 发育	茎生和基生	1~2 回三出	异型	菱形，卵形， 条形	完全光滑	顶生和 侧生	矮圆锥型	顶部反折，与 花柱基近等长	细小或完 全退化	不显著、 光滑
东亚囊瓣芹 <i>P. tanakae</i>	根茎明显，残 存叶鞘显著	明显 发育	茎生和基生	1~2 回三出 分裂或三出 式羽状分裂	异型	菱形，卵形， 条形	完全光滑	顶生和 侧生	矮圆锥型	顶部反折，与 花柱基近等长	细小或完 全退化	不显著、 光滑



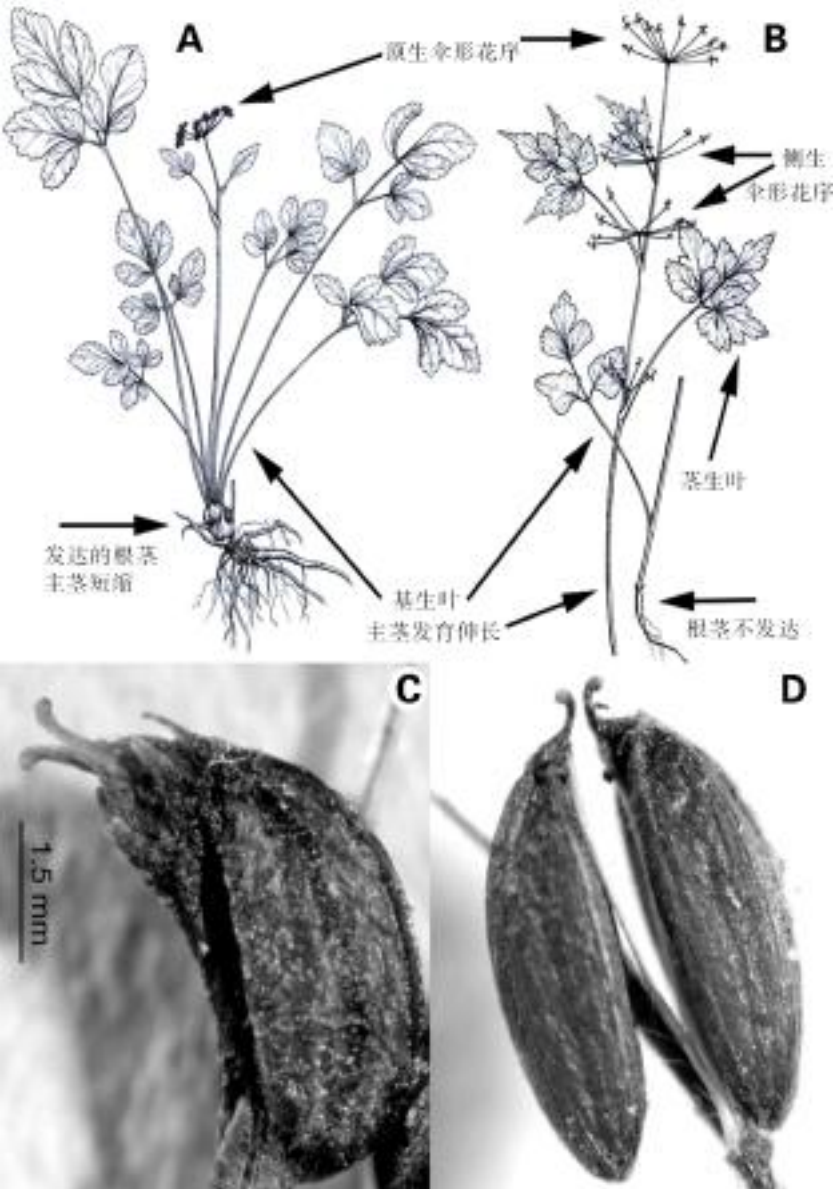


图2 五匹青表型支和东亚囊瓣芹表型支成员典型代表的形态学特征: A, B . (楔叶囊瓣芹和洱源囊瓣芹) 植株体态、根茎和茎的发育、叶和伞形花序的着生方式; C, D . 示花柱、萼齿和花柱基

Fig. 2 Morphological characters of representative species of *P. vulgare* and *P. tanakae* phenetic groups: A, B . Showing plant appearance, development of caudex and stem, attached position of leaves and umbels (*P. cuneifolium* and *P. molle*); C, D . Showing styles, calyx teeth and stylopodium

本属中川鄂囊瓣芹 (*P. rosthornii* (Diels) Hand.-Mazz.)、膜蕨囊瓣芹 (*P. trichomanifolium*)、裸茎囊瓣芹 (*P. nudicaule* (de Boiss.) Hand.-Mazz.) 和薄叶囊瓣芹 (*P. leptophyllum*) 为 4 个形态和地理分布上较特化的种类 (图 1, 未标记的种类), 因而也处于表型树上相对独立的位置 (图 1)。川鄂囊瓣芹 (*P. rosthornii*) 的叶裂片卵状披针形, 边缘具重锯齿, 顶部长尾状, 仅分布于重庆的金佛山和临近的区域, 为典型的狭域特有种。膜蕨囊瓣芹 (*P. trichomanifolium*) 如其名称所示, 叶多回分裂, 裂片极度细裂似“蕨类”。裸茎囊瓣芹则完全缺乏茎生叶, 三出分裂的 3 个小叶边缘具圆齿。薄叶囊瓣芹的叶三出式羽状或羽状分裂的叶片, 裂片不规则地多次深裂, 仅分

布于四川峨眉山。而且有趣的是, 该种是伞形科极为稀见的有白色乳汁的种类。因而, 它们被排除在其表征关系临近的复合群外。根据聚类关系, 散血芹和囊瓣芹复合群的成员都处于同一个大的分支 (图 1), 但散血芹复合群的成员其叶为三出式羽状或羽状分裂, 顶生小叶顶端常尾状, 而明显不同于囊瓣芹复合群成员的一到二回三出式分裂和顶部锐尖的叶, 因而将这群植物界定为两个复合群。

这些复合群都有比较明显的识别特征 (表 2)。VPG 成员的识别主要以与叶相关的特征, 如分裂回数、小叶数目、末回裂片的形状和叶片毛被 (表 2)。其中澜沧囊瓣芹复合群的成员形态上显得较为特殊。其植株大小、体态、花柱基、花柱和萼齿的形态相似于 VPG 成员, 而根茎、茎的发育、叶和伞形花序的着生位置以及典型的异型叶性又相似于 TPG 的成员 (表 2), 因而在全面相似性上处于联系两个主要表征群的位置 (图 1)。

两个表型支内的代表类群也呈现一些特征性的地理分布式样。东亚囊瓣芹主要集中分布于中国 - 日本森林植物亚区的华东和华中植物地区, 与分布于中国喜马拉雅的洱源囊瓣芹和偏于喜马拉雅地区的高山囊瓣芹呈现比较明显的地理替代 (图 3)。五匹青广布于中国西南部, 向西延伸至喜马拉雅地区, 它与集中于横断山地区的囊瓣芹和延伸至西藏西部的澜沧囊瓣芹呈现明显的地理分化 (图 4)。

2.2 重要特征分析

表型关系揭示了明显的形态学特征和特征组合, 以及相应的生态适应特征。伞形花序的着生位置、花柱的形态、花柱基的形状和萼齿的大小等特征能清楚地标示两个主要表征群的关系 (图 5)。这些重要的生殖特征可能是属下早期分化的关键性性状。

VPG 的成员 (除澜沧囊瓣芹复合群) 伞形花序仅顶生, 花序梗显著伸长成花葶状 (图 2A)。而 TPG 的成员同时具顶生和侧生的伞形花序 (图 2B)。相关研究表明: 伞形花序着生的位置反映了个体性别表达, 及所属类群繁育系统的进化趋势 (Jury, 1986; Koul 等, 1993; Lindsey, 1977, 1982, 1984; Lindsey and Bell, 1985; Lloyd, 1980;

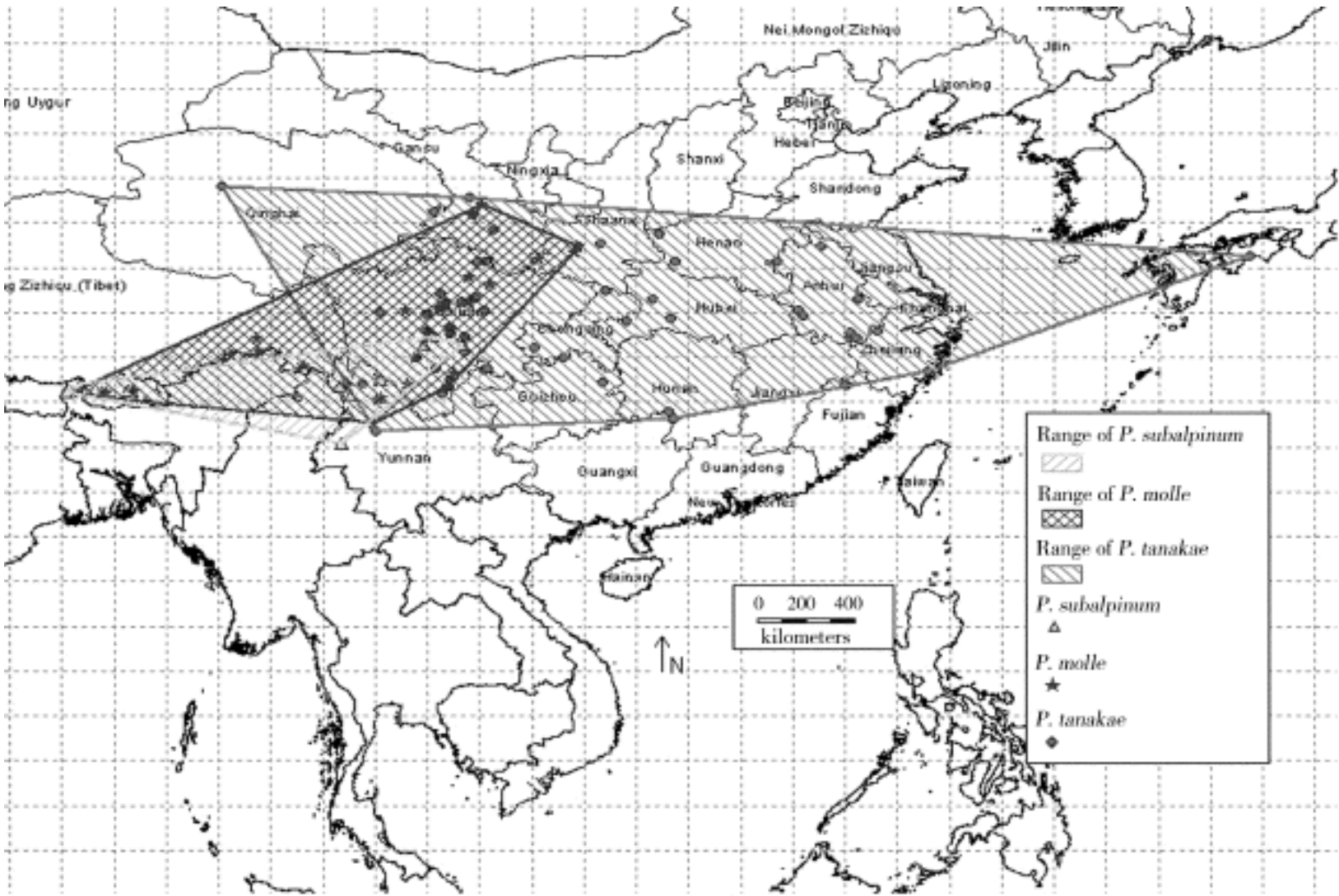


图 3 东亚囊瓣芹、洱源囊瓣芹和高山囊瓣芹的地理分布

Fig . 3 Distribution of *P. tanakae* (Franchet & Sav.) Hand -Mazz., *P. molle* (Franchet) Hand -Mazz. and *P. subalpinum* Hand -Mazz.

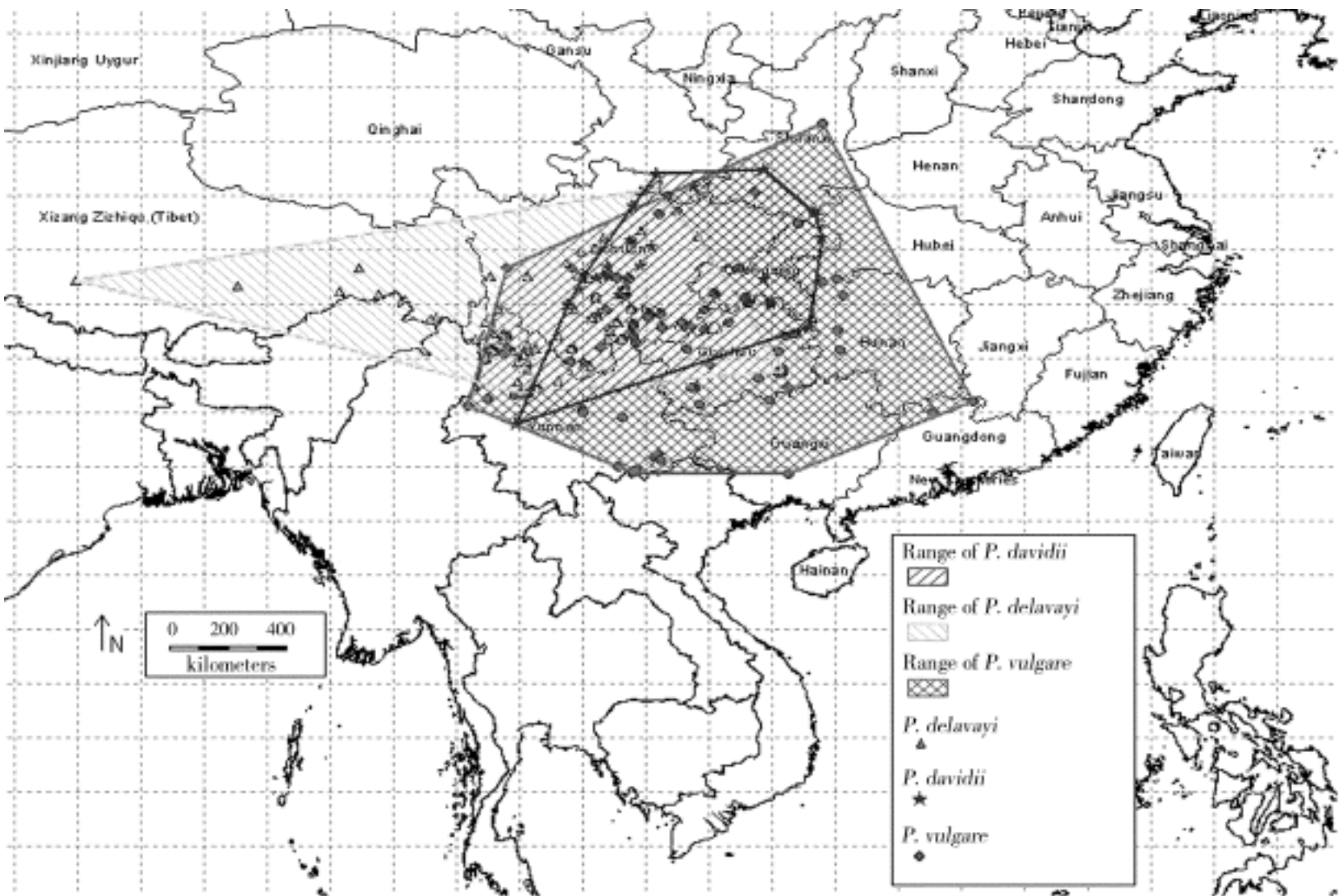


图 4 五匹青、囊瓣芹和澜沧囊瓣芹的地理分布

Fig . 4 Distribution of *P. vulgare* (Dunn) Hand -Mazz., *P. davidii* Franchet and *P. delavayi* (Franchet) Hand -Mazz.



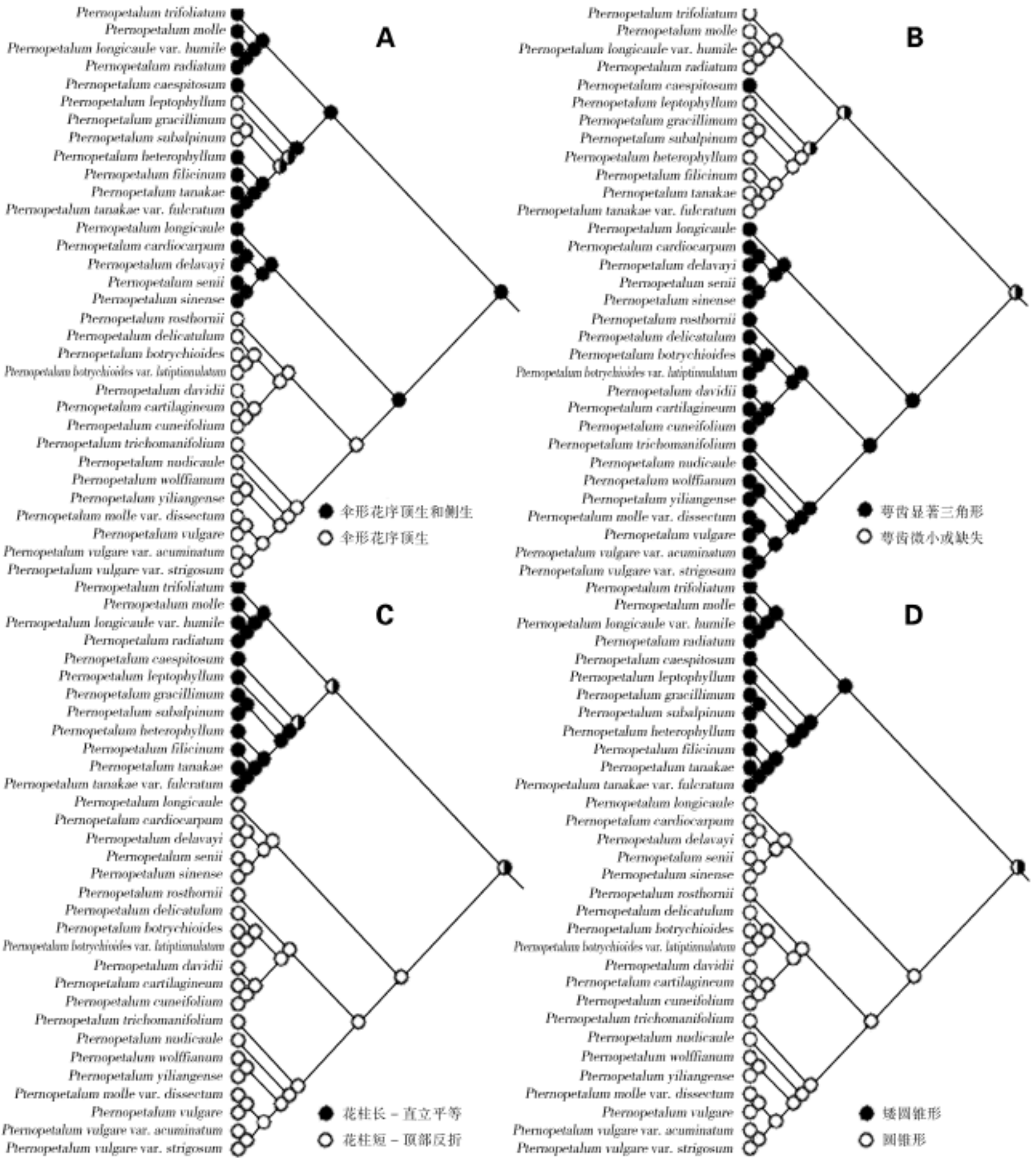


图 5 四个关键性状状态在表型树上的分布（拓扑结构同图 1）

Fig . 5 Four key character and their states mapped on phenogram (with same topology as Fig . 1)

Schlessman and Barrie, 2004; Schlessman and Graceffa, 2002; Schlessman 等, 2004)。在环境资源充分的条件下，侧生伞形花序的形成允许植株主茎的连续生长，和更多伞形花序的产生，从而保证了具侧生伞形花序类群生殖上的成功（Spalik, 1996）。从囊瓣芹属来看，两个成熟的分生果有

一个败育是同时具顶生和侧生伞形花序种类的一个普遍特征（偶尔也出现于仅具顶生伞形花序的种类，但仅见于单个果实，并不是整个果序的一般特征），而且这些类群常分布于高海拔的地区，如洱源囊瓣芹和澜沧囊瓣芹。侧生伞形花序出现的直接生物学结果是，使得更多的生殖单位（伞

形花序) (Bell and Lindsey, 1977) 分担有限的资源。而分生的果的败育保证了子代居群的个体维持在一一定的数目, 因而可能是强的环境选择压力下的一种适应方式。

VPG 的成员具圆锥形的花柱基, 不同于 TPG 成员矮圆锥形的花柱基。这一特征与萼齿的大小、花柱的形态具有显著的相关性。圆锥形花柱基的类群, 其萼齿显著三角形, 花柱常直立平行, 长于花柱基 (约 2 倍)。而具矮圆锥形花柱基的类群, 其萼齿微小或完全缺失, 花柱短, 顶部外弯, 与花柱基近等长 (图 2)。据 Bell (1971 a,b) 的研究, 花柱基不仅具储藏花粉、为昆虫传粉提供蜜腺吸引和保护的作用, 其形态上的变异组合, 如横切面面积大小、外部轮廓和颜色等反映了不同选择压力下的适应方式。Jury (1986) 通过对 *Caucalideae* 类群的研究发现, 花部不同形态特征的组合分别反应了远交和近交的繁育系统特征。长的花柱、显著的萼齿和顶生的伞形花序是远交类群的特征, 而短的花柱、较小的萼齿和侧生的伞形花序是近交类群的特征。因而, 囊瓣芹属的这种性状组合变异式样显示, 它们可能是对两种相反的选择压力适应平衡的结果。由于自交亲和性是伞形科, 尤其是芹亚科相当普遍的生殖特征之一 (Bell, 1971a; Richards, 1986; Schlessman and Barrie, 2004; Schlessman and Graceffa, 2002; Schlessman 等, 2004; Webb, 1981)。在缺乏有效的昆虫传粉前提下, 囊瓣芹属的繁育系统可能趋向于朝更严格的自交方向发展, 比较相似于香薰芹属 (*Oreomyrrhis* Endl.) (Chung 等, 2005) 这一特征的进化。这一点也体现在本属的标志性特征之一 (Pu, 1985, 1986, 1993, 1997, 2001; Pu and Phillippe, 2005; Shan and Pu, 1978), 小伞形花序花的数目简化为常 2~3 朵上。由于小伞形花序数目的简化, 极大的降低了有效的花展现 (flora display) 面积 (Pickering, 2000; Pickering and Arthur, 2003; Pickering and Hill, 2002), 从而显著影响了昆虫对花的访问频度, 不利于以昆虫为媒介的异花传粉机制的形成。

叶的大小、异型性和分裂回数以及裂片的大小曾是早期 Wolff (1927) 和《中国植物志》中本属分组处理的重要检索特征。但这些特征被认为是芹亚科类群趋同进化最明显的例证之一

(Plunkett and Downie, 1999), 因而它们作为构建有系统发育含义的属下分类系统其可应用性是有限的。这一点从本属洱源囊瓣芹和澜沧囊瓣芹复合群得到明显的体现。两者由于处于相似的高山环境, 在植株的体态、地下部分的发育和叶的着生方式等营养体上非常相似, 但这两群植物具有完全不同的生殖特征组合 (表 2)。尽管经验性分类和全面相似性分析的结果基本一致, 但根据不同的性状组合标准对系统发育的分析和解释是完全不同的。这一点如 Heywood (1968) 和 McNeill (1984) 曾指出的: 基于全面表型相似性的数量分类或表型分析极大地促进了分类学家对其所应用性状的关键性评估。

尽管营养体特征存在如上所述的趋同进化问题, 但在本属却表现出与类群所栖居的小生境有明显的相关性。根据对标本材料海拔分布的统计分析和野外观察表明, VPG 的成员基本上分布于海拔 2 500 m 以下 (澜沧囊瓣芹复合群除外) (图 6)。喜生于荫湿郁闭的亚热带常绿阔叶林内。特别是常绿林下的小溪流边。以五匹青、囊瓣芹和散血芹复合群最为典型, 主要集中于 1 200~2 500 m 的范围 (图 6)。由于处于荫暗的林下, 缺乏足够的光照, 其植株生长所需要的营养物质和水分更多的是依赖植株地下和基部器官功能的增强。因而 VPG 的成员都具有发达的根茎和基生叶, 地下部分常丛生, 茎短缩, 叶为“大叶型” (末回裂片宽度常超过 1 cm)。洱源囊瓣芹和澜沧囊瓣芹复合群的成员为本属典型的高山草本, 集中于 2 500~3 500 m 的区域 (图 6), 喜生于开阔的针叶林和阔叶林林缘以及高山草甸。这两群植物的生态适应方式如矮化和无柄的花序 (茎的发育使花萼状构造不显著), 相似于其它以中国 - 喜马拉雅为分布中心的伞形科植物 (Watson, 1996)。它们叶的“小型化” (常多回细裂, 末回裂片宽常不超过 0.5 cm), 茎生叶和基生叶的异型性可能是对高山环境的适应特征。较为特化的裸茎囊瓣芹、膜蕨囊瓣芹和川鄂囊瓣芹分布海拔较低, 主要集中于 1 900 m 以下 (图 6)。从本属成员对不同海拔和生境的依赖表明, 本属的成员从生态适应上表现出有从中海拔地带向高海拔和低海拔地区扩展的趋势。前者以洱源囊瓣芹和澜沧囊瓣芹为代表, 后者以薄叶囊瓣芹、川鄂囊瓣

芹、裸茎囊瓣芹和膜蕨囊瓣芹为代表。

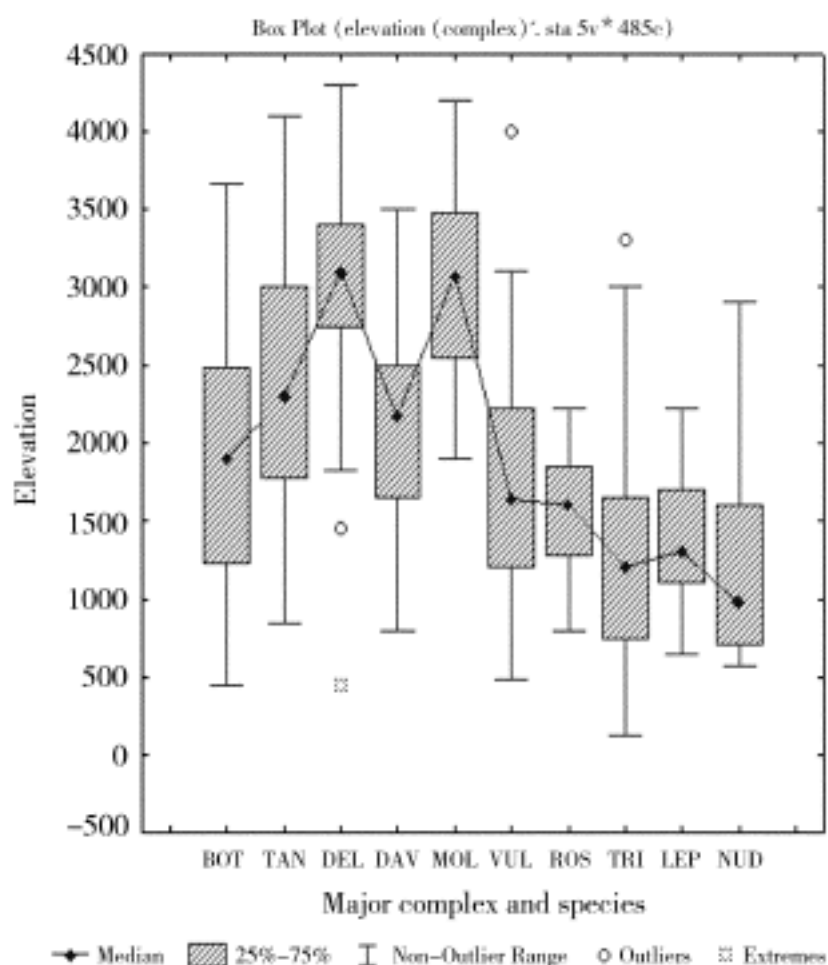


图 6 囊瓣芹属 6 个复合群和 4 个种的海拔分布格局

BOT . 散血芹复合群; TAN . 东亚囊瓣芹复合群; DEL . 澜沧囊瓣芹复合群; DAV . 囊瓣芹复合群; MOL . 洱源囊瓣芹复合群; VUL . 五匹青复合群; ROS . 川鄂囊瓣芹; TRI . 膜蕨囊瓣芹; LEP . 薄叶囊瓣芹; NUD . 裸茎囊瓣芹

Fig . 6 Elevation pattern of six complexes and four species of *Pternopetalum* Franchet

Bot = *P. botrychioides* complex; TAN = *P. tanakae* complex; DEL = *P. delavayi* complex; DAV = *P. davidii* complex; MOL = *P. molle* complex; VUL = *P. vulgare* complex; ROS = *P. rosthornii*; TRI = *P. trichomanifolium*; LEP = *P. leptophyllum*; NUD = *P. nudicaule*

从上述重要生殖特征和生态适应分析表明, 囊瓣芹属早期的多样化伴随着明显的形态特征的趋异, 而后期多样化主要是表现在生态适应上, 没有显著的形态学特征分化。

### 2.3 结论

如上所述, 基于 DELTA 系统以分类群为 OUT 的表型分析为囊瓣芹今后的分类和系统发育研究提供了相当的信息量。不同相似性水平所揭示的特征和特征组合明确了本属主要种类和种的复合群的特征, 为后续的分类处理和系统发育重建提供一个有价值的参考系统。

致谢 如下标本馆提供模式标本借阅和查阅标本的帮助: B, BM, CDBI, E, GH, HGAS, IBSC, K, KUN,

MO, NAS, NY, P, PE, SM, SZ, SWFC, UC 和 WU。爱丁堡皇家植物园 (E) 的 M. F. Watson 博士赠阅其馆藏所有囊瓣芹属标本; 成都生物研究所溥发鼎教授提供部分喜马拉雅地区的伞形科资料, 并对本属分类修订提出宝贵意见。中国科学院植物研究所李爱丽女士给予绘图的帮助。

### 〔参 考 文 献〕

- Bell CR, 1971a . Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae or Evidence for specialization in unspecialized flowers [ A ] . In: Heywood BH (eds .) The Biology and Chemistry of the Umbelliferae [ M ] . New York: Published for the Linnean Society of London, by Academic Press, 93—107
- Bell CR, 1971b . Intergeneric variation in the stylopodia of some Apiaceae [ J ] . *Amer J Bot*, **58** : 462
- Bell CR, Lindsey AH, 1977 . The umbel as a reproductive unit in the Apiaceae . In ' Actes du 2eme Symposium International sur les Om-belliferes-contributions pluridisciplinaires a la systematique ' [ Z ] . Perpignan, France, 739—747
- Chung KF, Peng CI, Downie SR *et al* . 2005 . Molecular Systematics of the trans-Pacific *Oreomyrrhis* (Apiaceae): Alpine genus phylogenetic affinities and biogeographic implications [ J ] . *Amer J Bot*, **92** (12): 2054—2071
- Constance L, 1972 . Patterns in the Distribution of Japanese-American Umbelliferae [ A ] . In: Graham A eds . Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North American [ M ] . Elsevier Publishing Company: Amsterdam-London-New York, 93—99
- Dallwitz MJ, 2006 . Applications and Documentation of the DELTA System [ DL ] . <http://delta-intkey.com/www/refs.htm>
- Diels L, 1900 . Die Flora von Central-China (Umbelliferae) [ J ] . *Engl Jahrb* xxix, 490—504
- Downie SR, Hartman RL, Sun FJ *et al* . 2002 . Polyphyly of the spring-parsleys ( *Cymopterus* ): molecular and morphological evidence suggests complex relationships among the perennial endemic genera of western North American Apiaceae [ J ] . *Can J Bot*, **80** : 1295—1324
- Downie SR, Katz-Downie DS, 1996 . A molecular phylogeny of Umbelliferae subfamily Apioideae: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences [ J ] . *Amer J Bot*, **82** : 234—251
- Downie SR, Katz-Downie DS, Cho KJ, 1996 . Phylogenetic Analysis of Apiaceae Subfamily Apioideae Using Nucleotide Sequences from the Chloroplast rpo Cl Intron [ J ] . *Mol Phylogenet Evol*, **6** (1): 1—18
- Downie SR, Katz-Downie DS, Spalik K, 2000a . A phylogeny of Apiaceae tribe Scandiceae: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences [ J ] . *Amer J Bot*, **87** : 76—95
- Downie SR, Katz-Downie DS, Watson MF, 2000b . A phylogeny of the

- flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA *rpl16* and *rpoC1* intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae [J]. *Amer J Bot*, **87**: 273—292
- Downie SR, Plunkett GM, Watson MF *et al*. 2001. Tribes and clades within Apiaceae subfamily Apioideae: the contribution of molecular data [J]. *Edinburgh J Bot*, **58**: 301—330
- Downie SR, Ramanath S, Katz-Downie DS *et al*. 1998. Molecular systematics of Apiaceae subfamily Apioideae: phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer and plastid *rpoC1* intron sequences [J]. *Amer J Bot*, **85**: 563—591
- Downie SR, Sun FJ, Katz-Downie DS *et al*. 2004. A Phylogenetic Study of *Perideridia* (Apiaceae) Based on Nuclear Ribosomal DNA ITS Sequences [J]. *Syst Bot*, **29** (3): 737—751
- Downie SR, Watson MF, Spalik K *et al*. 1999. Molecular systematics of Old World Apioideae (Apiaceae): Relationships among some members of tribe Peucedaneae sensu lato, the placement of several island-endemic species, and resolution within the Apioid superclade [J]. *Can J Bot*, **78**: 506—528
- Franchet MA, 1885. Plantes Du Thibet Oriental (Province de Moupine) [J]. *Nouv Arch Mus Hist Nat Sér*, **2** (8): 246
- Franchet MA, 1894. Notes sur quelques Ombellifères du Yunnan [J]. *Bull Soc Philom Paris*, (6): 106—146
- Franchet MA, 1895. Sur Quelques plantes de la Chine Occidentale, 64
- Handel-Mazzetti HRE, 1933. Symbolae Sinicae, Botanische Ergebnisse der Expedition der Akademie der Wissenschaften in Wien nach Süd-west-China [M]. 1914 1918 (Umbelliferae).
- Heywood BH, 1968. Modern Methods in Plant Taxonomy [M]. New York, London: Academic Press
- Heywood VH, 1971. The Biology and Chemistry of the Umbelliferae [M]. New York: Published for the Linnean Society of London, by Academic Press
- Jury SL, 1986. Fruit and leaf variation in the African species of the Umbelliferae tribe Caulicalideae [J]. *Symb Bot Upsal*, **26**: 181—188
- Kljuykov EV, Liu M, Ostroumova TA *et al*. 2004. Towards a standardised terminology for taxonomically important morphological characters in the Umbelliferae [J]. *S Afr J Bot*, **70** (3): 488—496
- Koul P, Sharma N, Koul AK, 1993. Pollination biology of Apiaceae [J]. *Curr Sci*, **50**: 219—222
- Lindsey AH, 1977. Pollination in *Thaspium* and *Zizia* (Apiaceae) [Z]. Bot. Soc. Amer. Misc. Ser. Publ. 154, Abstracts of Papers, Meetings Botanical Society of America and affiliated groups
- Lindsey AH, 1982. Floral Phenology Patterns and Breeding Systems in *Thaspium* and *Zizia* (Apiaceae) [J]. *Syst Bot*, **7** (1): 1—12
- Lindsey AH, 1984. Reproductive biology of Apiacea. I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination [J]. *Amer J Bot*, **71** (3): 375—387
- Lindsey AH, Bell CR, 1985. Reproductive biology of Apiaceae. II. Cryptic specialization and floral evolution in *Thaspium* and *Zizia* [J]. *Amer J Bot*, **72** (2): 231—247
- Lloyd DG, 1980. Sexual strategies in plants I. A hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session [J]. *New Phytologists*, **86**: 69—79
- McNeil J, 1984. Taximetrics To-day [A]. In: Heywood BH, Moore DM (eds.) Current Concepts in Plant Taxonomy [M]. London: Academic Press, 281—299
- Mukherjee P, Banerjee R, 1976. New distributional record of *Pternopetalum tanakae* (Franchet & Sav.) Handel-Mazzetti from Bhutan [J]. *Bull Bot Surv India*, **18** (1-4): 227—228
- Mukherjee PK, Constance L, 1993. Umbelliferae (Apiaceae) of India [M]. American Institute of Indian Studies and Oxford & IBH Pub. Co
- Ohba H, 1999. Umbelliferae [A]. In: Iwatsuki K, Boufford DE, Ohba H (eds.) Flora of Japan Volume IIc Angiospermae Dicotyledoneae Archichlamydeae (c) [M], 268—303
- Pickering CM, 2000. Sex-specific differences in floral display and resource allocation in Australian alpine dioecious *Aciphylla glacialis* (Apiaceae) [J]. *Australian J Bot*, **48** (1): 81—91
- Pickering CM, Arthur JM, 2003. Patterns of resource allocation in the dioecious alpine herb *Aciphylla simplicifolia* (Apiaceae) [J]. *Austral Ecol*, **28**: 566—574
- Pickering CM, Hill W, 2002. Reproductive ecology and the effect of altitude on sex ratios in the dioecious herb *Aciphylla simplicifolia* (Apiaceae) [J]. *Australian J Bot*, **50** (3): 289—300
- Pimenov MG, Leonov MV, 1993. The genera of the Umbelliferae: A nomenclator [M]. Kew & Moscow: Royal Botanic Gardens & Botanical Garden of Moscow University
- Pimenov MG, Leonov MV, 2004. The Aisa Umbelliferae biodiversity database (Asium) with particular reference to South-West Asian taxa [J]. *Turk J Bot*, **28**: 139—145
- Plunkett GM, Soltis DE, Soltis PS, 1996. Evolutionary Patterns in Apiaceae: Inferences Based on *matK* Sequence Data [J]. *Syst Bot*, **21** (4): 477—495
- Plunkett GM, Watson MF, Spalik K *et al*. 2001. Tribes and clades within Apiaceae subfamily Apioideae: The contribution of molecular data [J]. *Edinburgh J Bot*, **58**: 301—330
- Plunkett MG, Downie SR, 1999. Major lineages within Apiaceae subfamily Apioideae: a comparison of chloroplast restriction site and DNA sequence data [J]. *Amer J Bot*, **86**: 1014—1026
- Pu FT, 1996. The distribution patterns of Umbelliferae in East China and Japan [A]. In: Zhang AL, Wu SG. (eds.) Floristic characteristics and diversity of East Asian Plants [M]. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Beijing: China Higher Education Press Beijing, 163—168
- Pu FT, Phillippe LR, 2005. *Pternopetalum* Franchet [A]. In: Wu ZY, Raven PH, Hong DY. (eds.) Flora of China [M]. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, Beijing: Science Press, 85—92
- Pan ZH (潘泽惠), 1997. *Pternopetalum* Franchet [A]. In: Wu ZY. (eds.) Yunnan Flora [M]. Beijing: Science Press, 526—542
- Pu FT (溥发鼎), 1985. *Pternopetalum* Franchet [A]. In: Shan RH, Sheh ML. (eds.) Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M].

- Beijing: Science Press, 38—66
- Pu FT (溥发鼎), 1986. *Pternopetalum* Franchet [A]. In: Wu ZY. (eds.) *Flora Xizangica* [M]. Beijing: Science Press, 469—471
- Pu FT (溥发鼎), 1993. *Pternopetalum* Franchet [A]. In: Wang WT, Wu SG, Lang KY *et al.* (eds.) *Vascular Plants of Hengduan Mountains* [M]. Beijing: Science Press, 1313—1318
- Pu FT (溥发鼎), 2001. *Pternopetalum* Franchet [A]. In: Fu LK, Chen TQ, Lang KY *et al.* (eds.) *Higher Plants of China* [M]. Qingdao: Qingdao Publishing House, 610—617
- Richards AJ, 1986. *Plant breeding systems* [M]. Allen & Unwin, Winchester, Mass
- Shan RH (单人骅), Pu FT (溥发鼎), 1978. On the Chinese genus *Pternopetalum* Franchet (Umbelliferae) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **16** (3): 65—78
- Shan RH (单人骅), Pu FT (溥发鼎), 1989. New taxa of the Chinese Umbelliferae (3) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **27** (1): 62—67
- She ML (余孟兰), Shu P (舒璞), 1987. The floristic analysis of endemic genera in Chinese Umbelliferae [J]. *Bull Nanjing Bot Gard* (南京中山植物园论文集), 14—26
- Shu P (舒璞), Sheh ML (余孟兰), 2001. *Pollen Photographs and Flora of Umbelliferae in China* [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers
- Sun H (孙航), 2002. Tethys retreat and Himalayas: Hengduanshan Mountains uplift and their significance on the origin and development of the sino-Himalayan elements and alpine flora [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **24** (3): 273—288
- Schlessman MA, Barrie FR, 2004. Protogyny in Apiaceae, subfamily Apioideae: systematic and geographic distributions, associated traits, and evolutionary hypotheses [J]. *South African J Bot*, **70** (3): 475—487
- Schlessman MA, Graceffa LM, 2002. Protogyny, Pollination, and Sex Expression of Andromonoecious *Pseudocymopterus montanus* (Apiaceae, Apioideae) [J]. *Int J Plant Sci*, **163** (3): 409—417
- Schlessman MA, Nora, Watkins T *et al.* 2004. Functions of staminate flowers in andromonoecious *Pseudocymopterus montanus* (Apiaceae, Apioideae) [J]. *Plant Species Biol*, **19** (1): 1—12
- Smith WW, 1911. Some additions to the flora of the Eastern Himalaya [J]. *Rec Bot Surv India*, IV 266
- Shan RH, 1940. Studies of Umbelliferae of China. III. (Apioideae: Ammineae-Carinae) [J]. *Sinensia*, **11**: 137—174
- Sokal RR, Sneath PH, 1963. *Principles of Numerical Taxonomy* [M]. W. H. Freeman and Company: San Francisco and London
- Spalik K, 1996. Species boundaries, phylogenetic relationships, and ecological differentiation in *Anthriscus* (Apiaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, **199**: 17—32
- Spalik K, Reduron JP, Downie SR, 2004. The phylogenetic position of *Peucedanum* sensu lato and allied genera and their placement in tribe Selineae (Apiaceae, subfamily Apioideae) [J]. *Plant Syst Evol*, **243** (3-4): 189—210
- Takhtajan AL, 1986. *Floristic regions of the world* [M]. Los Angeles and Berkeley: University of California Press
- Valiejo-Roman CM, Terentieva IE, Samigullin TH *et al.* 2002. nrDNA ITS sequences and affinities of Sino-Himalayan Apioideae (Umbelliferae) [J]. *Taxon*, **51**: 658—701
- Watson MF, 1996. Notes relating to the flora of Bhutan: XXXIII. Umbelliferae, I [J]. *Edinburgh J Bot*, **53**: 127—144
- Watson MF, 1999. *Pternopetalum* Franchet [A]. In: Grierson AJC, Long DG. (eds.) *Flora of Bhutan* [M]. UK: Royal Botanic Garden Edinburgh EH3 5LR. UK and the Royal Government of Bhutan, 483—484
- Watson MF, 2001. The contribution of floristic and monographic studies to a comprehensive world Umbelliferae data set [J]. *Edinburgh J Bot*, **58** (3): 357—370
- Webb CJ, 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae [J]. *New Zealand J Bot*, **19**: 335—338
- Wolff H, 1922. Umbelliferae in Limpric: Botanische Reisen in der Hochgebirgen Chinas und Ost-Tibets [J]. **12**: 447—453
- Wolff H, 1927. Umbelliferae-Apioideae-Ammineae-Carinae, Ammineae novemjugat. et gen. (Cryptotaeniopsis) [A]. In: Engler A. (eds.) *Pflanzenr* [M]. 174—182
- Wu CY (吴征镒), Lu AM (路安民), Tang YC (汤彦承) *et al.* 2003. *The Families and Genera of Angiosperms in China: A Comprehensive Analysis* [M]. Beijing: Science Press
- Wu CY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **Supp. IV**: 1—139
- Wu CY (吴征镒), Zhou ZK (周浙昆), Sun H (孙航) *et al.* 2006. The areal-types of seed plants and their origin and differentiation [M]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press
- Zhang YH (张愈华), 1989. A new variety of *Pternopetalum* [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **9** (3): 59—60